

УДК 591.154:594.3

ЗООЛОГИЯ

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА BRADYBAENA

И. М. Хохуткин

Проведен статистический анализ данных об интенсивности выделения углекислого газа моллюсками *Bradybaena fruticum* и *Bradybaena sp. nov.*, полосатой и бесполой морф, а также лево- и правозакрученными *Bg. lantzi*. Достоверные отличия по этому признаку обнаружены между полосатой и бесполой морфами, в то время как между лево- и правозакрученными моллюсками различия несущественны. Одинаковые окрасочные морфы двух видов не имеют значимых отличий по интенсивности выделения углекислого газа; у этих видов наблюдаются параллельные ряды изменчивости.

На различных видах наземных моллюсков показана специфичность популяций моллюсков, занимающих хорошо обособленные ареалы [8, 12—17]. Рядом авторов установлены взаимосвязи между условиями среды и фенотипическим составом популяций. Из-за отсутствия в большинстве случаев эколого-физиологических характеристик генетических вариантов конкретизировать эти связи, а тем более дать им количественную оценку представляется затруднительным.

Мы исследовали выделение углекислого газа у полосатой и бесполой морф *Bradybaena fruticum* и нового вида этого рода* из Забайкалья, а также у лево- и правозакрученных *Bg. lantzi*.

Содержание углекислого газа определяли с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-5501 [9, 10]. По интенсивности выделения углекислого газа можно судить об интенсивности обмена и, следовательно, об уровне метаболизма сравниваемых морф.

Результаты анализа старшевозрастных групп показали, что по выделению углекислого газа лево- и правозакрученные моллюски не имели значимых отличий, а полосатые и бесполое морфы отличались в среднем в 1,4 раза. Однако различия по выделению углекислого газа из-за незначительного количества параллельных проб в опыте не имели строгого статистического обоснования. Были оценены лишь средние результаты по их ошибкам, что, вероятно, недостаточно при малом числе наблюдений. Между тем сравнение близких видов выявляет интересные закономерности.

Известно [6], что с возрастом выделение углекислого газа сокращается. Представлялось важным показать, одинаков или различен ход этих процессов у разных морф вида *Bg. fruticum* (табл. 1).

* Неопубликованное описание А. А. Шилейко. Вид ранее принимался за форму *Bg. schrencki*.

Таблица 1

| Морфа | Средний вес одного животного в пробе, г | Выделение CO ₂ , мл на 1 г сырого веса за 1 ч |
|-----------|---|--|
| Полосатая | 0,1 | 0,21 |
| | 0,3 | 0,23 |
| Бесполося | 1,0 | 0,18 |
| | 0,1 | 0,16 |
| | 0,4 | 0,14 |
| | 1,0 | 0,13 |
| | 1,8 | 0,13 |

В данном случае мы имеем прямолинейную функцию вида $y = a + bx$, где x — средний вес одного животного в пробе; y — выделение углекислого газа животными каждой пробы; a , b — коэффициенты уравнения.

Для выравнивания эмпирических рядов регрессии можно применить способ наименьших квадратов [7]. Зная исходное уравнение, составляем систему нормальных уравнений:

$$\begin{aligned} an + b\Sigma x &= \Sigma y, \\ a\Sigma x + b\Sigma x^2 &= \Sigma yx, \end{aligned}$$

где n — количество измерений. Решая эти уравнения, получаем: $b_1 = -0,043792$, $b_2 = -0,015407$, $a_1 = 0,227$, $a_2 = 0,153$ для полосатой (a_1 , b_1) и бесполося (a_2 , b_2) морф соответственно. Теоретически выделение углекислого газа в зависимости от среднего веса животных определяется по формуле $y' = a + bx$. Решая это уравнение, получаем: для полосатой морфы — 0,22, 0,21, 0,18, для бесполося — 0,15, 0,15, 0,14, 0,13. Как видим, они не отличаются от эмпирических величин.

Далее необходимо провести сравнение двух коэффициентов регрессии (в нашем случае — углов наклона линии регрессии). При малом объеме выборок применяется критерий, представляющий простую модификацию t -критерия, используемого при сравнении средних значений двух выборок [2]:

$$t = \frac{b_1 - b_2}{S \sqrt{\frac{1}{\Sigma (x - \bar{x}_1)^2} + \frac{1}{\Sigma (x - \bar{x}_2)^2}}}$$

где

$$S^2 = \frac{(n_1 - 2) \cdot S_1^2 + (n_2 - 2) \cdot S_2^2}{n_1 + n_2 - 4}$$

а число степеней свободы равно $n_1 + n_2 - 4$, причем разброс относительно линии регрессии в данном случае должен быть одинаков в обоих выборках, т. е. дисперсия (σ^2) одинакова для обоих распределений. Последнее условие можно проверить, исследуя отношение дисперсий

по величине S^2 по формуле $F = \frac{S_1^2}{S_2^2}$, причем

$$S_i^2 = \frac{1}{n-2} \left\{ \Sigma (y - \bar{y}_i)^2 + \frac{[\Sigma (x - \bar{x}_i) \cdot (y - \bar{y}_i)]^2}{\Sigma (x - \bar{x}_i)^2} \right\}.$$

Решая уравнения, получаем: $S_1^2 = 0,000465$, $S_2^2 = 0,000200$, а $F = 2,33$. Распределение F зависит от двух степеней свободы f_1 и f_2 , где $f_1 = n_1 - 1 = 2$ и $f_2 = n_2 - 1 = 3$. Для получения значимых отличий $F_{0,05}$ должно быть не менее 9,55. Следовательно, в нашем случае отличия недостоверны и дисперсия одинакова для обоих распределений. Тогда, решая исходное уравнение, получаем $t = 0,99$; при числе степеней свободы $n_1 + n_2 - 2 = 5$ отличия достоверны лишь при $t_{0,05} = 2,57$. Таким образом, возрастная динамика процесса выделения углекислого газа у морф не имеет достоверных отличий.

Сравнение результатов выделения углекислого газа полосатыми и бесполосями моллюсками одинакового веса можно провести, пренебрегая сезонными изменениями (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

| Месяц | Средний вес одного животного, г | Выделение CO ₂ , мл на 1 г сырого веса за 1 ч | |
|----------|---------------------------------|--|------------------------------------|
| | | полосатая морфа (y ₁) | бесполовая морфа (y ₂) |
| Июнь | 0,8 | 0,17 | 0,09 |
| Июль | 0,1 | 0,21 | 0,16 |
| | 1,0 | 0,18 | 0,13 |
| Сентябрь | 0,1 | 0,22 | 0,16 |
| | 2,0 | 0,09 | 0,09 |

Можно использовать критерий разности между двумя измерениями группы особей при сравнении двух малых выборок [1]. Предположим, что величина $D = y_1 - y_2$ может быть описана при помощи нормального закона распределения с математическим ожиданием, равным 0. Расчет ведется по формуле

$$t = \frac{\Sigma D}{\sqrt{\frac{n \cdot \Sigma D^2 - (\Sigma D)^2}{n - 1}}}$$

Величина может быть описана с помощью распределения Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы. Решая уравнение, получаем $t = 6,65$. При 4 степенях свободы $t_{0,05} = 2,78$, а $t_{0,01} = 4,60$. Следовательно, различия в выделении углекислого газа полосатой и бесполой морфами *Bg. fruticum* достоверны при $P < 0,01$.

В случае с морфами *Bradybaena sp. nov.*, у которых средние веса несколько различны, мы имеем следующие данные об интенсивности выделения углекислого газа: 0,21, 0,15, 0,15 мл/г для полосатой и 0,17,

Т а б л и ц а 3

| Вид | Выделение CO ₂ , мл на 1 г сырого веса за 1 ч | |
|----------------------------|--|-------------------------------------|
| | полосатая и левозакрученная морфы | бесполовая и правозакрученная морфы |
| <i>Bradybaena fruticum</i> | 0,16 ± 0,015 | 0,11 ± 0,007 |
| <i>Bradybaena sp. nov.</i> | 0,15* | 0,12 ± 0,05 |
| <i>Bradybaena lantzi</i> | | |
| разные местообитания морф | 0,10 ± 0,008 | 0,11 ± 0,003 |
| одно местообитание морф | 0,10 ± 0,005 | 0,13* |

* Во всех пробах получены одинаковые результаты.

0,12, 0,11 мл/г для бесполой морф. При решении аналогичной задачи получаем $t = 11,0$; при 2 степенях свободы $t_{0,05} = 4,30$, а $t_{0,01} = 9,93$. Различия в выделении углекислого газа двумя морфами этого вида также существенны при $P < 0,01$.

Используя средние данные о выделении углекислого газа моллюсками всех изученных видов только старшевозрастных групп (средний вес 0,8 г и выше), мы составили таблицу 3.

Из приведенных данных видно, что полосатая и бесполовая морфы *Bg. fruticum* и *Bradybaena sp. nov.* существенно различаются по интенсивности выделения углекислого газа, в то время как одинаковые морфы обоих видов не различаются по этому показателю. Лето- и пра-

визакрученные моллюски *Bg. lantzi* достоверно не отличаются по интенсивности выделения углекислого газа.

В случае с первыми двумя видами можно говорить о рядах параллельной изменчивости по физиологическому признаку. Отсутствие отличий в выделении углекислого газа между право- и левозакрученными *Bg. lantzi* объяснить значительно труднее. Вероятно, это иное проявление полиморфизма; процесс газообмена выражен несколько иначе, чем в случае с окрасочными морфами. Этим морфам различные авторы присваивают ранг подвидов и полувидов [4, 5, 11]. Данные Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смарагдовой [3], полученные на особях *Bg. lantzi*, взятых из одного местообитания, свидетельствуют о незначительных различиях процессов ассимиляции у лево- и правозакрученных форм.

В заключение автор приносит благодарность С. Е. Рыбцову и В. С. Смирнову за консультации при выполнении статистических расчетов.

Литература

1. Бернштейн А. Справочник статистических решений. М., «Статистика», 1968.
2. Бэйли Н. Статистические методы в биологии. М., ИЛ, 1962.
3. Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки *Fruticicola lantzi*. Зоол. журн., 1939, т. 18, № 2.
4. Лихарев И. М. и Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. Определители, т. 43. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1952.
5. Матекин П. В. Наземные моллюски семейства *Bradybaenidae* Средней Азии. В сб.: Исследования по фауне Советского Союза. М., 1972.
6. Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1968.
7. Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.
8. Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena*. Экология, 1971, № 4.
9. Хохуткин И. М., Добринский Л. Н. Различия в газообмене двух морф наземных моллюсков *Bradybaena fruticum* (Müll.) и *Bradybaena schrencki* (Midd.). Экология, 1973, № 6.
10. Хохуткин И. М., Добринский Л. Н. Исследование газообмена у лево- и правозакрученных морф *Bradybaena lantzi* (Lndh.). Экология, 1974, № 4.
11. Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* Lndh. и их географическое распространение. Бюлл. Московск. об-ва испытателей природы, отд. биологии, 1938, т. 47, № 5—6.
12. Cain A. J. and Currey J. D. Area effects in *Cepaea* on the Larkhill Artillery Ranges, Salisbury plain. Journ. Linnean Soc. (Zoology) London, 1963, vol. 45, № 303.
13. Cain A. J. and Sheppard P. M. Selection on the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Heredity, 1950, vol. 4, № 2.
14. Coutagne G. Recherches sur le polymorphisme des mollusques de France. Lyon, 1895.
15. Goodhart C. B. «Area effects» and non-adaptive variation between populations of *Cepaea* (Mollusca). Heredity, 1963, vol. 18, № 4.
16. Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal. Carnegie Institution of Washington Publication, 1905, № 25.
17. Komai T. and Emura S. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*. Evolution. 1955, vol. 9, № 4.